



NEDERLANDS TIJDSCHRIFT VOOR VELDBIOLOGIE
OPGERICHT DOOR E. HEIMANS, J. JASPERS jr EN JAC. P. THIJSSSE

VAN HOMMELS, HONDSTONG EN VINGERHOEDSKRUID

N. TINBERGEN.

Het gedrag van insecten bij het bezoeken van bloemen is tegenwoordig onderwerp van velerlei onderzoek. De oude Sprengel schreef er in 1793 een boek over onder de nu ietwat grappig aandoende titel: „Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen”; hij was de eigenlijke ontdekker van de rol die insecten bij de bestuiving van bloemen spelen. De moderne studie van het gedrag van bloembestuivende insecten begon, na de eerste, nog wat tastende onderzoeken van Plateau, Giltay en anderen, toen Karl von Frisch zijn boek over de kleurenzin en de vormenzin van de Honingbij publiceerde (1914). Vele onderzoeken zijn

hierop gevolgd. Sommige hiervan betroffen vooral het gedrag van de insecten en hun zintuiglijke vermogens, andere betroffen vooral de aanpassingen in bloemen die de aanlokking van de bestuivers verzekeren. De Oostenrijkse botanicus Fritz Knoll deed op beide gebieden prachtig werk, en zijn onderzoeken over de Aronskelk, over het gedrag van de Meekrapvlinder en andere pijlstaarten, en over de functies van lokbladeren en honingmerken behoren tot het puikje van de wereldliteratuur op dit gebied. Mede onder zijn invloed begon men langzamerhand ook meer aandacht te geven aan de rol die andere dieren spelen bij de bestuiving van bloemen; onze land-



Fig. 1. *Hondstong* in bloei.

Foto Kees Hana.

genoot Prof. Van der Pijl heeft bv. de aanpassingen van zg. vleermuisbloemen bestudeerd.

Ondanks al dit werk weten we zelfs over de insecten en bloemen van onze eigen streken nog lang niet alles. Dat werd me voor het eerst duidelijk in 1936, toen ik met een groepje Leidse studenten op Voorne een weekje het gedrag van hommels bij het bezoeken van Hondstong (fig. 1) bestudeerde. We begonnen met enkele hommels op de Hondstong te vangen en merkten ze met een paar kleurstipjes op het borststuk. Ze trokken zich hiervan niet veel aan en gingen kort daarna weer door met hun werk. Tot onze verrassing vonden we al gauw, dat deze hommels een heel vaste dagelijkse routine volgden: ongeveer om het half uur kwam iedere hommel steevast naar het groepje planten terug, waarbij we zaten waar te nemen, en bezocht dan alle planten in een vaste volgorde. Het leek alsof ze de plaats van elke plant precies kenden (later las ik dat Darwin dit ook al opgemerkt had). Nog een ander ding trof ons: de hommels vlogen soms naar planten zoals distels en Jacobskruid, die zelf niet bloeiden, en zochten daar op de plekken waar bij de Hondstong de bloemen zaten — niet bij de top waar de bloemknoppen van deze planten zaten! Het leek alsof ze door de algemene vorm van deze planten misleid werden en ze van een afstand voor Hondstongplanten aanzagen. Wanneer we op zulke planten namaakbloemen van gekleurd papier prikten, blauw en rood zoals hondstongbloemen, dan kwamen de hommels die van nabij onderzoeken. Ze streken er echter niet op neer. Wanneer we ze met hondstongbloemen wreven, om ze de juiste geur te geven, gingen ze er wel op zitten. We hebben dit nooit verder vervolgd — het was één van die dingen die we wel

altijd graag eens zouden bestuderen, maar waarvoor zich eens een geschikte gelegenheid moest voordoen. Een paar jaar geleden heeft een van mijn medewerkers in Oxford, Aubrey Manning, dit en andere aspecten van het gedrag van hommels eens nader bekeken. Zijn onderzoekingen zijn kort geleden afgesloten en gepubliceerd (in *Behaviour* 9, pp. 164—202). Hierbij zijn enkele aardige dingen aan het licht gekomen.

Manning deed zijn waarnemingen in Wytham, een bos bij Oxford dat door de Universiteit ten behoeve van biologisch en bosbouwkundig onderzoek is aangekocht. Op open plekken in dit bos komt Hondstong in kleine groepen voor.

In het begin van het Hondstongseizoen duurde het enige tijd voordat de hommels de bloemen ontdekten. In 1954 bv. gingen de eerste bloemen open op 14 mei; op 20 mei waren er in de groep die Manning onder observatie hield verscheidene planten met bloemen die nectar afscheidde, maar pas op 26 mei kwamen de eerste hommels. Dat Manning weinig of geen hommelbezoeken miste, bleek uit het feit dat de bloemen tot aan de eerste bezoeken overvloedig nectar hadden, en ook uit het feit dat de bloemen die vóór de 26ste uitbloeiden geen zaad zetten.

De eerste bezoeken werden gebracht door hommels die op andere soorten aan het fourageren waren (wat te zien was aan het stuifmeel dat ze met zich meedroegen) en die, toevallig langs hondstongplanten komende, de verleiding van de gekleurde bloemen niet weerstaan konden. Zulke hommels reageerden nooit van grote afstand op de planten, ze vergisten zich ook niet met andere planten; ze kwamen alleen op echte of imitatiebloemen af en niet op niet-bloeiende planten. Maar al bij hun tweede of derde bezoek begonnen zulke

hommels tekenen ervan te geven, dat ze de Hondstong leerden kennen. Ze begingen de eerste vergissingen tegenover bv. Kruiskruid, distels en Helmkruid, en ze benaderden een hondstongplant niet meer uitsluitend van dichtbij, maar vlogen in een rechte lijn van meters afstand op hem af, ook wanneer een boom of een ander obstakel het directe zicht er op belemmerde. Al spoedig ontwikkelden verscheidene dieren zich tot hondstongspecialisten, die geregeld tot de groep terugkeerden en andere plantesoorten links lieten liggen. Wanneer Manning een van de planten uit de groep verwijderde, bleek hoe goed de hommels de plaats van die plant in hun geheugen hadden geprent. Wanneer ze, van plant tot plant vliegend, bij de plek kwamen waar de plant gestaan had, vlogen ze er regelrecht heen en begonnen dan op de lege plaats te cirkelen. Ze gaven dit na een paar seconden op, en gingen dan door naar de volgende plant. Maar als ze, na hun vracht thuis afgegeven te hebben, een halfuur later weer naar de groep terugkeerden, waren ze nog niet helemaal aan de afwezigheid van die ene plant gewend, en zochten weer — zij het iets korter. Eén hommel bv., die elk half uur terugkwam, zocht de eerste keer 40 sec., de tweede keer 7 sec., de derde keer 1 sec.; bij het vierde bezoek vloog hij alleen maar even naar de lege plek en toen meteen weer door, en pas bij de vijfde ronde sloeg hij de plek helemaal over. Manning vond verder, dat dit zoeken alleen optrad na wegname van een plant die enigszins van de kern van de groep planten verwijderd stond; middenin een dichte groep van planten veroorzaakte wegnemen van een plant géén zoeken. De hommels leren dus de plaats van een groep planten als geheel, en van individuele planten wanneer ze min of meer op hun eentje staan.

Nu was het natuurlijk mogelijk, dat ook na het uitbreken van een plant een spoor van zijn geur achterbleef, en dat de hommels dus eenvoudig door een geurwolk tot zoeken gebracht werden. Voordat Manning strikt gesproken kon concluderen dat de hommels de plaats van een plant leerden, moest hij aantonen dat de geur niet op deze manier werkzaam was. Dit bleek inderdaad, en wel op meer dan een manier. Ten eerste vonden hommels de planten nooit op geur: geurende maar afwijkend gevormde planten (bv. de eenjarige rozetten) werden niet bezocht, anders geurende, maar visueel hondstong-achtige planten wel. Ook kwamen de hommels niet tegen de wind in aanvliegen. Tenslotte deed Manning ook proeven met planten die hij in bloempotten had gezet; bij verzetting van die potten kreeg hij dezelfde resultaten als voorheen, zelfs wanneer er genoeg wind was om geursporen direct weg te blazen.

Bij zulke op Hondstong gespecialiseerde hommels kon hij nu mooi het ontdekken van nieuwe planten waarnemen. Sommige hommels waren met een kleine groep planten tevreden; ze kwamen steeds linea recta aanvliegen, en na zich volgezogen te hebben vlogen ze zonder aarzeling weer terug. Maar andere verlieten de centrale groep op een heel andere manier: in onregelmatige zigzagvlucht gingen ze verder het bos in, en dit waren de hommels die op elke plant afgingen die, al was het ook maar oppervlakkig, op een hondstongplant leek. Manning stelde nu een paar hondstongplanten in bloempotten op, een paar meter van de oude groep verwijderd. Zulke planten werden al gauw door de „zoekende” hommels ontdekt. Ze vonden daar natuurlijk volop nectar, omdat die planten niet voortdurend door hommels leeggezogen waren. Na zich op de nieuwe plant

tegoed gedaan te hebben, vertrok zo'n hommelt niet linea recta, maar vloog eerst in steeds wijdere en hogere cirkels om de plant heen, voordat hij uiteindelijk vertrok. We noemden dit soort vlucht een beetje voorbarig een „oriëntatievlucht", omdat de vorm er van ons deed denken aan dergelijk gedrag dat we bij Honingbijen en graafwespen gezien hadden. Daar was al lang geleden experimenteel bewezen dat ze voor het leren-kennen van de omgeving onontbeerlijk waren. Bij de hommels moest dit natuurlijk ook nagegaan worden. Manning deed dit, door in gevallen waar hij er absoluut zeker van was het allereerste bezoek aan een nieuw uitgezette plant gezien te hebben, de plant dadelijk na het vertrek van de hommelt weg te nemen. En inderdaad kwamen die hommels bij hun volgende bezoek op de plaats zoeken, waar ze hun oriëntatievlucht uitgevoerd hadden! Ik heb al verteld, dat Manning met gemerkte en dus herkenbare hommels werkte. Hierbij was dus bewezen dat de hommels bij één bezoek de plaats van een nieuwe plant leerden kennen.

Als een goed bioloog achtte hij echter zijn nieuwsgierigheid hiermede nog niet bevredigd. Vooral één ding zou hij nog graag willen weten: hoe zouden hommels zich gedragen tegenover planten die zulke grote bloemen hebben dat zelfs een hommelt ze van grote afstand kan zien? Ik vertelde al, dat de hommels de plaats van hondstongplanten midden in een gesloten groep niet leerden; ze vertrouwden er als het ware op, dat ze zulke planten niet konden missen omdat de bloemen binnen bereik van hun gezicht waren wanneer ze maar eenmaal op de plaats van de groep als geheel aangekomen waren.

Manning deed daarom precies dezelfde proeven met Vingerhoedskruid (fig. 2). De individuele bloemen hiervan zijn niet



Fig. 2. Detailfoto van bloeiend Vingerhoedskruid. Foto Kees Hana.

alleen groot, maar ze zijn bovendien in veel grotere bloeiwijzen verenigd dan die van de Hondstong. Het bleek nu inderdaad dat zijn hommels, zelfs als ze zich op Vingerhoedskruid specialiseerden, veel minder moeite namen zich de plaats van individuele planten in te prenten. Oriëntatievluchten kwamen zelden voor en waren nauwelijks als zodanig herkenbaar. Wanneer planten weggenomen werden, was er later nauwelijks een spoor van zoeken op de lege plaats. Ook reageerden Vingerhoedskruid-hommels niet op andere planten, of op Vingerhoedskruid zonder bloemen. Bij het ontdekken van nieuwe planten vlogen de hommels rechtstreeks toe van afstanden tot 4 meter. Het is dus duidelijk dat Vingerhoedskruid van vrij grote afstand aan de bloemen herkend

wordt, en dat het daarom ook niet nodig is om de plaats van elke plant precies te onthouden. Maar het merkwaardige is, dat de hommels dit „weten”.

Manning's waarnemingen zijn hier maar in grote trekken weergegeven. Voor details moet zijn volledige rapport nagelezen

worden. Dit verslagje toont echter hoop ik al duidelijk genoeg, hoeveel er ook over het gedrag van onze gewoonste insecten te ontdekken valt, en met welke eenvoudige methoden men toch sprekende experimentele resultaten bereiken kan.

HET SCHANSBOS BIJ LINSCHOTEN

E. E. VAN DER VOO.

(Stichting Onderzoek Levensgemeenschappen)

In de Franse tijd besloten onze voorouders in de verbindingsweg Montfoort-Woerden een veldversterkingswerk aan te leggen. Dit geschiedde op ± 700 meter ten zuidoosten van het dorpje Linschoten. Er werd dwars door de stroomrug van de verlande Linschotenstroom een gracht gegraven, die in het zuidwesten en in het noordoosten in verbinding stond met de aldaar aanwezige, ontoegankelijke veenmoerassen. De schans, met een oppervlakte van ca. 20 ha beheerste de toegangsweg naar Holland vanuit het zuiden terwijl de belendende veenmoerassen een natuurlijke hindernis vormden tegen een eventueel omtrekkende beweging van oprukkende troepen. Bij het graafwerk liet men slechts de over de stroomrug lopende dijk zitten. Hij steekt thans nog enkele meters boven de smalle terreinlaagte uit.

De schans raakte later in verval. Bochtige smalle en brede sloten en twee waterplassen nabij de landinwaarts gelegen boerderij „Achter de Schans” vormen thans de resten van de vroegere schansgracht. Op sommige plaatsen, waar in het water de verlanding haar gang kon gaan, ontstonden op de duur zelfs moerasbosjes.

Een groot deel van het destijds vergraven terrein werd tot weiland ontgonnen.

Landschappelijk is het zogenaamde Schansbos zeer fraai (fig. 1). Vanaf de dijk vormen in zuidwestelijke richting een lang en smal elzebos met hoge wilgen en essen, verder de bochtige waterlopen met riet- en kalmoeszomen, een wilge- en elzebosje, hier en daar bij de waterkanten verspreid staande elzestruiken en tenslotte de tussenliggende, zwakgolvende weilanden met de onder hoge bomen schuilgaande boerderij „Achter de Schans” een opvallend en harmonisch landschap. Op de achtergrond van de verder naar het zuidwesten aansluitende vlakke graslandpolders vertoont zich het silhouet van Oudewater. De zadeldaktoeren uit de 12e eeuw verleent hieraan een bijzonder cachet. Meer naar het westen sluit het hoge, dichte geboomte van het parkbos om het Huis te Linschoten de horizon af. Het Schansbos is echter niet alleen landschappelijk, maar ook voor de wetenschap van betekenis. Een bezoek in 1955 in de maand augustus leverde het volgende beeld. De waterplassen (zie het overzichtskaartje in mijn artikel in D.L.N. van maart 1957, blz. 50).